

総 説

食物網研究の現在—クモを扱った研究例を中心に

小倉 純一

Jun-ichi Ogura: Food web research today
with reference to systems including spiders

Abstract It has long been stressed that food web study is important, but we know little about it. Properties of the structure of food webs are not obvious, while functional properties of webs are now getting clear through a few studies published recently. In particular, terrestrial systems containing spiders contribute to the progress of food web study and provide some new concepts.

はじめに

食物網とは、ある生物群集内に成立するすべての被食—捕食関係をまとめたもので、一般に、食物網図あるいは群集行列によって表現する。食物網図は、構成種とそれをもとにした被食—捕食関係を示す線（リンク）とで表現される。そのため、食物網を描くことによって、ある地域群集の中でどのような生物間相互作用が成立しているのか、さらには、成立する可能性があるのかを示す「ロードマップ」（Paine 1988）ができる。言い換えれば、食物網は生物群集のアウトラインを記述する手段なのである。したがって、食物網を研究することによって、群集全体の機能と構造を明らかにすることができる。

MacArthur (1958)以降の群集生態学においては、おもにギルドという機能群について、その内部の機能や構造を解析することにより、生物群集の生成過程を明らかにしようとしてきた（Adams 1985）。しかし、ギルド間の関係を含めた群集全体の研究には、それとは異なる方法論が必要である（Roughgarden 1989）。つまり、被食—捕食関係に着目し、生物群集全体を対象とする方法である。これが食物網の研究なのである。

本総説では、食物網の研究史を概観する。とくに、クモを含んだシステムの研究が近年大きな成果を上げていることを紹介するとともに、現在の食物網研究の課題を検討することによって、今後の研究の方向性を明確にしたい。

1) Biodiversity Group, Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan

北海道大学低温科学研究所生物多様性 〒060 札幌市北区北19条西8丁目

研究小史

食物網という概念は、Shelford (1913) によって初めて提出され (Cohen 1978, Lawton 1989), その後, Elton (1927) によって, ニッチや個体数のピラミッドとともに動物群集の研究において中心的な役割を果たす考え方となった. とくに, Elton (1927) のニッチは, 食物網の中での他種との関係によって定義されるもので, 「栄養ニッチ」と呼ばれる. これは, Grinnell (1917) とそれを発展させた Hutchinson (1959) らの競争的ニッチとは区別される. その後, さまざまな地域のさまざまな生態系における食物網図が明らかにされるようになった (Cohen *et al.* 1990). しかし, ここで示された食物網は地域群集の記載方法として以上の意味をもつことはなく, 食物網が示す構造の意味や機能についての解釈が行われることはなかった.

60 年代になると, 岩礁帯の食物網を研究していた Paine (1966) が, 上位の捕食者の捕食圧が「リンク」, すなわち食物網の経路を通して餌動物の種数や個体数に作用し, 結果として地域群集での食物網の構造を維持し, あるいは異なる地域間では構造の変異をもたらすことを発見した. このような群集構造を決定する上位捕食者を「キーストーン種 (keystone species)」と呼び, 地域間に見られる食物網構造の差異を説明する主要因の一つであると考えられるようになった (Paine 1974, 1980).

70 年代に入るとすぐに, 食物網構造と群集の安定性との関係が注目されるようになる. Gardner and Ashby (1970) は, 一般論として, 自律的なシステムが複雑になればなるほど安定する確率が小さくなることをシミュレーションによって示した. さらに, May (1972, 1973) は競争関係を含めた食物網において, 多角的にシミュレーションを行い, 群集の複雑性が増すと安定性が低下することを示した. ここでいう安定性とは, 数学的な局所安定性のことであり, 各種の個体数が攪乱を受けた場合に元の平衡状態に戻ることを指す. また, 複雑性を示す指数は, 幾何学的に可能なすべての 2 種間の組み合わせに対する実際に見られた組み合わせの割合である. これを食物網における「種間結合度 (connectance)」という.

食物網の数理的アプローチを契機として, その後はおもに数理生態学者によって食物網の一般性質の解明が進められるようになった. Cohen (1977, 1978) は, Elton (1927) が提起したニッチと食物網の关系到立ち戻り, 過去のデータから, 食物網構造においては栄養ニッチの重複が起こりにくいことを一般化した. これは, 実際のデータにおいては, 確率論的に想定されるよりもリンクの構造が単純であることを示している. このことから, Cohen (1977, 1978) はリンクの成立には何らかのメカニズムが働いていると考えた. それに加えて, Cohen (1978) とその後の共同研究者 (Briand 1983, Briand and Cohen 1984, Cohen 1989, Cohen *et al.* 1990, Cohen and Newman 1988) は, 次のような一般則を導いた. 1) 捕食者と被食者の比および上位捕食者と中間捕食者と被食者の比は, 食物網に含まれる種数とは独立でほぼ一定になる. 2) 海洋や森林など一般に安定環境の方が, 一時的な水溜や草地などの変動環境よりも食物網構造が複雑化する. つまり, 種数が多く食物連鎖は長くなり, 種間結合度も大きくなる. 3) 草地のような二次元的な環境より

も森林のような三次元的な環境において、食物網はより複雑化する。4) A 種が B 種を食べ、B 種が C 種を食べ、C 種が A 種を食べると言った、三すくみ型の「ループ」が見られることはまれである。そして、これらの一般則を説明するために、「カスケードモデル」を提出した (Cohen *et al.* 1990, Cohen and Newman 1985)。このモデルは、確率的にリンクが決定するモデルを基にして「捕食者は被食者に食べられない」という制限を与えたもので、上に挙げた一般則をよく説明するものである (Cohen *et al.* 1990, Lawton 1989)。

一方、Pimm (1982) は、Cohen らと同様に、過去の食物網データからいくつかの一般則を導き出した (Pimm 1982)。それらは、1) 複数の栄養段階を餌とする「雑食者」はまれである。2) 食物連鎖の長さは一般に短く、3 ないし 4 を超えることはまれである。3) リンクと種数との比 (リンク密度) は一定である。4) 食物網内部で、ある特定の種の集まりの間では強いリンクが成立するが、それ以外の種との関係が弱い場合、その種の集まりを「コンパートメント」というが、生息場所内で食物網がコンパートメントに分かれることはない。などである。これらの一般則と Cohen らのそれとを考えあわせて、捕食者と被食者の比やリンク密度などのような環境に左右されない性質は、食物網の安定性が群集の種数に依存しないこと、捕食者一種当たりのリンクの数の変異が小さいことが原因であると考えた (Pimm 1982)。

さらに、Pimm (1982, 1991) は、Gardner と Ashby (1970) および、May (1972, 1970) の「群集の複雑性は安定性を低下させる」という問題提起に対して、理論的なアプローチを試みた。彼はまず、複雑性-安定性仮説 (MacArthur 1955) における安定性の定義を整理した上で、モデル食物網の構成やリンクの構造が、群集の安定性に与える影響を調べた。その結果は多岐にわたり、群集構造の変異が安定性に対してさまざまな経路を通して影響することがわかった。このことが、複雑性と安定性の関係の研究を困難にしておき、長期間にわたる大規模な調査が不可欠であるとした (Pimm 1991)。さらに、モデル食物網の中の栄養段階ごとに個体群の安定性を評価することで、移入種の定着可能性を検討した (Pimm 1987)。これらは、食物網の機能的な側面の研究であり、今後、生物多様性の保全問題などに対して応用されるものと考えられる。

それと同時に、Pimm は Kitching らとの共同研究によって、食物連鎖の長さを決める要因について、エネルギー量と環境の安定性とを比較する実験を行っている (Kitching and Pimm 1986, Jenkins *et al.* 1992, Pimm and Kitching 1987)。結果は、エネルギー量が 10 倍になっても連鎖は長くならず、この程度のエネルギー量の変動においては、むしろ環境の安定性の方が強い影響力を持つが (Pimm and Kitching 1987)、100 倍を超えるような操作を加えると、連鎖が伸びることがわかった (Jenkins *et al.* 1992)。しかし、このような実験的手法による食物網構造の決定要因の解明が行われた例は非常に少ない。

このように食物網の性質が整理され、理論的な研究の進展に促される形でその後の研究が進められることになる。

食物網研究の現在

現在の食物網の研究は、理論家によって主張された一般則に対する反論という形ではじまった。食物網の一般的な性質が整理されてくると、それを実際の食物網に当てはめて吟味する研究が現れてきた。90年代に入ると、野外での食物網の記載的あるいは実験的な研究から、それら一般則が成り立たないことが報告されるようになった (Hall and Raffaelli 1991, Martinez 1991, Polis 1991, Tavares-Cromar and Williams 1996, Winemiller 1990)。これらの研究は、多くの種を含んだ大規模な群集を対象にしたもので、調査期間も長く、記載に対して多くの労力が払われた詳細な研究である。

また、数理生態学者からも、過去のデータベースでは各研究ごとに調査の方法が異なるなど、一般則を導き出す上で、その精度が不十分である事が指摘されるようになった (Cohen *et al.* 1993)。

これらの反論の中で特に問題とされたのは、食物網における“種”の扱いである。多くの食物網の研究では、「栄養種 (trophic species または, trophospecies)」といわれる、餌と捕食者を共有する複数の種をひとまとめにしたものを単位として扱ってきた。このような取り扱いでは、栄養段階の低いものほど栄養種にまとめられやすく、栄養段階が高いものは実際の種が用いられる傾向が高くなる (Cohen *et al.* 1993, Lawton 1989, Paine 1988)。Martinez (1991) が栄養種へのまとめ度合いを変えて食物網の性質の変化を調べた結果、リンク密度以外の一般則についてはまとめ度合いの影響を強く受ける「見かけ上の規則」であることが明らかになった。また、リンク密度についても、調査の精度の影響を受けることがわかった (Polis 1991)。

したがって、これまでに提出された食物網構造のパターンの多くは人為的な「偽パターン」であると考えられるにいたり、食物網の一般的な規則を明らかにするためには、実際の種に基づいて記載の精度を高めた、新たに信頼できる食物網のデータを集めることの必要性が指摘されている (Cohen, *et al.* 1993)。

その一方で、群集生態学が、行動生態学などの近年の生態学の成果を取り入れる形でパターンに記載からそれを生み出すメカニズムを重視する研究が増えてきた (Schoener 1986)。食物網の研究においても、食物網の構造が各個体群の動態に対して与える影響を、野外での操作実験などの手法を用いて明らかにしようとする研究が行われるようになった。とくに、岩礁帯においては、Menge を中心にして多くの研究が行われ、食物網の構造によって種間の相互作用が変化し、その結果、構成種の個体群動態に影響することが明らかになってきた (たとえば, Menge 1978, 1992, 1995, Menge *et al.* 1996)。この手法は、河川生態系 (Power 1990, 1992) や農地生態系 (Carter and Rypstra 1995) などにおいても適用されるようになり、食物網研究や3つ以上の栄養段階間の相互作用の研究が、広く行われるようになってきた (たとえば, Cappuccino 1992, Huang and Shi 1991, Price and Clancy 1986 など)。

クモを扱った食物網研究

クモは陸上生態系のさまざまな環境に生息するため (Wise 1993), 陸上群集の食物網の記載においては, 構成要素としてクモがしばしば登場している (たとえば, Summerhayes and Elton 1923, Bird 1930, Towney 1945). さらに, クモは陸上群集における代表的な中間捕食者としての要素を備えているため (Wise 1993), 最近の陸上生態系において行われた食物網の研究のいくつかにおいても, 中間捕食者の代表的なモデルとして扱われている。

Schoener と Toft (1983) は, カリブ海の島嶼において, 上位捕食者であるトカゲが生息しない小さな面積の島では, トカゲのがいる大きな島に比べて, 中間捕食者である造網性のクモの密度が非常に高いことを報告した。その後, トカゲの存在は, 植物への食害を間接的に減少させ (Schoener 1988), さらにクモの密度 (Spiller and Schoener 1988) や採餌頻度 (Spiller and Schoener 1990) を低下させることがわかった。Schoener (1989) は, 島嶼の「植物-植食者-中間捕食者-上位捕食者」からなる系において, 食物網の中で各リンクが捕食者から被食者に対してどのような作用をもつかをまとめている。その中で彼は, 上位捕食者が植食者・中間捕食者に対して損失を与える「負」のトップダウン効果と, それを通じて植物へ利益をもたらす「正」の間接的なトップダウン効果については認めたが, 中間捕食者から植食者への影響は比較的軽微であるとした。

一方, Polis と Hurd (1996a, 1996b) は, カリフォルニア湾の島嶼において, 同様の調査を行い, 小さな島において造網性のクモの個体数が多いことを確かめた。彼らはその理由を, トカゲなどの上位捕食者ではなく, むしろ陸と海との境界領域という島の特性にもとめている。この地域では陸上よりも海洋の生産力の方がはるかに高く, そのため陸上生態系の基礎生産の多くが海洋からの流入に依存している。したがって, 島の面積に対する海岸線の長さの比が大きくなる小さな島においては, 単位面積当たりの基礎生産が増大し, それによって植食者や腐食者を含む一次消費者とクモなどの中間捕食者の個体数が大きくなることが考えられる。同様の傾向は, ナミブ砂漠の海岸地域においても見られた (Polis and Hurd 1996b)。つまり, 個体群は生産者によるボトムアップの効果によって制御されており, このような生産力の異なる2つの系の境界においては, 低い生産力の系が高い生産力の系の影響を強く受けていると考えられる。このような複数の系の間のエネルギーの流入・流出を通じた影響をサブシダイズド効果 (subsidized effect) という (Polis and Hurd 1996a)。また, クモの個体数に対して, 同じ中間捕食者に属するクモ類の捕食者である, サソリからの負のトップダウンの効果も認められた (Polis and Hurd 1996b)。

これら2つの研究は, クモの個体群密度を指標として, 食物網の構造の違いが, トップダウンあるいはボトムアップの経路を通して, 構成種の個体群動態やそれを基にした群集の全体構造への影響を評価した意欲的な試みである。くしくも, 両者でクモの個体群に与える影響が正反対であると結論づけられたが, それらはかならずしも矛盾するものではなく, むしろ相補的であると考えた方がより現実的である。なぜなら, 野外での

種間関係は決して固定的なものではなく、条件によって時間的・空間的に変化するものだからである (Abrams 1987)。これらの研究例においては、両地域間で、陸上と海洋の間での生産力の差に違いがあったためと考えられる (Polis and Hurd 1996a)。

メカニスティックなアプローチ (Schoener 1986) を用いた野外での食物網の研究は、80 年代に入ってから行われるようになってきたが (たとえば, Pimm and Kitching 1987 など), 上に挙げたような同一の系について異なった結論に達するような研究は、いまのところ他には見あたらない。一方、個体群生態学やギルドを扱った群集生態学の研究では、相対する結論は一般的であり、そのような場合には、要因を研究するという新たな発展が見られる。このように考えると、より複雑な食物網においても結果の変異からメカニズムの解明を行うことが必要である。そういう意味では、Schoener らと Polis らの研究の価値は非常に高く、今後より詳細な研究が行われる契機になると考えられる。

現在行われている食物網の研究としては、このほかにも、Schmitz (1994) や Schmitz ら (1997) がコモリグモとキシダグモを最上位の捕食者とした植物-植食者-捕食者の三者系において、ボトムアップとトップダウンの比較研究を行っている。これは、食物網そのものの研究というよりも、むしろ三栄養段階間の相互作用の研究である。しかし、ここで用いられた手法をより複雑な網構造の解明に適用することで、食物網のリンクの効果が条件によってどのように変化するかを明らかにすることができると考えられる。

今後の展望・課題

食物網の研究は、現在においても発展途上にある。特に、食物網の構造的な面についての研究は、いまだにパターンの個別的な記載が行われている段階であり、その生成メカニズムについての研究はほとんど行われていない。一方、機能的な面についての研究の数も決して多いとはいえず、特定の網構造に注目し、その中で構成種や栄養段階間に見られる相互作用の性質を明らかにする事が行われているが、一般的な結論を導くに至っていない。言い換えれば、食物網の研究はいまだにスタートラインから大きく踏み出したとは言えない。

機能面については、おもに野外の操作実験によって、食物網構造が群集の動態に与える影響について研究されている。これは、個体群生態学や群集生態学における操作実験の延長線上にあるが、一度に扱う要素が非常に多いという点がやっかいになる。つまり、食物網の研究はその複雑さゆえに、より多くの労力を必要とする。

他方、構造面の研究については、これまでの研究のように、食物網のデータベースを充実させて、そこから一般則を見つけ出すというアプローチが求められているが (Cohen, et al. 1993), このような帰納的なアプローチとともに、構造を生み出すメカニズムを明らかにするという演繹的なアプローチが必要になる。なぜなら、一般則を導くために必要な条件を満たした詳細な食物網のデータベースを充実させるには、多くの労力と時間が必要になるからである。構造と機能は表裏の関係にあるので、両者の研究を相補的に進める必要も出てくるだろう。

近年、多くの研究によって、生物間の相互作用には間接効果が存在し (Lawlor 1979,

Thompson 1988, Schoener 1993), ときには競争や捕食といった直接効果よりも重要な役割を果たすことがわかってきた(たとえば, Menge 1995). また, 特定の種間の相互作用を研究する場合においても, その二者を見ただけでは見えないさまざまな間接効果を明確にするために, 食物網構造を明らかにすることが重要である(Wootton 1994). さらに, 近年の生物多様性問題においては, 特定の種よりも地域の群集や生態系を保全することが重要であると考えられており, 今後, 食物網の研究の重要度は増すばかりである. なぜなら, そのような地域群集や生態系の構造や機能の研究こそが食物網研究の目的だからである. とくに, 群集の複雑性と安定性の関係は生物多様性問題・食物網研究の両者にとって中心的な課題であるといえる. そして, 群集生態学をはじめとする各分野の更なる発展のためには, 多くの時間と労力を必要とするとはいえ, 何よりマクロな構造である食物網の理解が不可欠である.

摘 要

食物網の研究はその重要性が指摘されながらも, いまだに発展途上にある. 食物網の研究を構造面と機能面に分けると, 構造面の研究はいまだパターン記載の段階にある. 一方, 機能面の研究は, 少数例にもかかわらず近年大きな成果を上げつつある. とくに, 陸上生態系においては, クモを含んだシステムでこれまでの群集生態学では見られなかった概念が提出されるなど, 大きな貢献がなされている.

謝 辞

この総論をまとめるにあたり, 北海道大学低温科学研究所の大串隆之博士には多くの助言と原稿の校閲をしていただいた. また, 戸田正憲教授をはじめとする低温科学研究所生物多様性の皆様には日ごろから多くの有益な意見をいただいております. この場を借りて感謝する.

引用文献

- Adams, J., 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities, *J. Anim. Ecol.*, **54**: 43-59.
- Bird, R. D., 1930. Biotic community of the Aspen Parkland of central Canada, *Ecology*, **11**: 356-442.
- Briand, F., 1983. Environmental control of food web structure, *Ecology*, **64**: 253-263.
- Briand, F. and J. E. Cohen., 1984. Community food webs have scale-invariant structure, *Nature*, **307**: 264-267.
- Cappuccino, N., 1992. Adjacent trophic-level effects on spatial density dependence in a herbivore-predator-parasitoid system, *Ecol. Entomol.*, **17**: 105-108.
- Carter, P. E. and A. L. Rypstra, 1995. Top-down effects in soybean agroecosystems: spider density affects herbivore damage, *Oikos*, **72**: 433-439.
- Cohen, J. E., 1977. Food webs and the dimensionality of trophic niche space, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74**: 4533-4536.

- Cohen, J. E., 1978. Food webs and niche space. 189pp. Princeton University Press, Princeton.
- Cohen, J. E., 1989. Food webs and community structure. Pg. 181-202. In Roughgarden, J., R. M. May, and S. A. Levin, eds. Perspectives in ecological theory. 394pp. Princeton University Press, Princeton.
- Cohen, J. E., F. Briand and C. M. Newman, 1990. Community food webs: data and theory. 308pp. Springer-Verlag, Berlin.
- Cohen, J. E., R. A. Beaver, S. H. Cousins, D. L. DeAngelis, L. Goldwasser, K. L. Heong, R. D. Holt, A. J. Kohn, J. H. Lawton, N. Martinez, R. O'Malley, L. M. Page, B. C. Patten, S. L. Pimm, G. A. Polis, M. Rejmánek, T. W. Schoener, K. Schoenly, W. G. Sprules, J. M. Teal, R. E. Ulanowicz, P. H. Warren, H. M. Wilbur and P. Yodzis, 1993. Improving food webs, *Ecology*, **74**: 252-258.
- Cohen, J. E. and C. M. Newman, 1985. A stochastic theory of community food web I. models and aggregated data, *Proc. R. Soc. London B*, **224**: 421-448.
- Cohen, J. E. and C. M. Newman, 1988. Dynamic basis of food web organization, *Ecology*, **69**: 1655-1664.
- Elton, C. S., 1927. Animal ecology. 207pp. Sidgwick & Jackson, LTD. London.
- Gardner, M. R. and W. R. Ashby, 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability, *Nature*, **228**: 784.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher, *Auk*, **34**: 427-433.
- Hall, S. J. and D. Raffaelli, 1991. Food-web patterns: lessons from a species-rich web, *J. Anim. Ecol.*, **60**: 823-842.
- Huang, C. and A. Shi, 1991. Experimental studies on direct and indirect interactions in a three trophic-level stream system, *Oecologia*, **85**: 530-536.
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kind of animals?, *Am. Nat.*, **93**: 154-159.
- Jenkins, B., R. L. Kitching and S. L. Pimm, 1992. Productivity, disturbance and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats, *Oikos*, **65**: 249-255.
- Kitching, R. L. and S. L. Pimm, 1986. Food web length: phytotelmata in Australia and elsewhere, *Proc. Ecol. Soc. Australia*, **14**: 123-139.
- Lawlor, L. R., 1979. Direct and indirect effects of n-species competition, *Oecologia*, **43**: 355-364.
- Lawton, J. H., 1989. Food webs. Pg. 43-78. In Cherrett, J. M., ed., Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world. 385pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MacArthur, R. H., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability, *Ecology*, **36**: 533-536.
- MacArthur, R. H., 1958. Population ecology of warblers of bird species, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **43**: 293-295.
- Martinez, N. D., 1991. Artifacts or attributes? effects of resolution on the little rock lake food web, *Ecology*, **61**: 367-392.
- May, R. M., 1972. Will a large complex system be stable?, *Nature*, **238**: 412-413.
- May, R. M., 1973. Stability and complexity in model ecosystems. 235pp Princeton University Press, Princeton.
- Menge, B. A., 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community: effects of an algal canopy,

- wave action and desiccation on predator feeding rates, *Oecologia*, **34**: 17-35.
- Menge, B. A., 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on Rocky shores?, *Ecology*, **73**: 755-765.
- Menge, B. A., 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance, *Ecol. Monogr.*, **65**: 21-74.
- Menge, B. A., B. Daley and P. A. Wheeler, 1996. Control of interaction strength in marine benthic communities. Pg. 258-274. In Polis, G. A. and K. O. Winemiller, eds. Food web: integration of patterns and dynamics, 472pp. Chapman & Hall, New York.
- Paine, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity, *Am. Nat.*, **100**: 65-75.
- Paine, R. T., 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator, *Oecologia*, **15**: 93-120.
- Paine, R. T., 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure, *J. Anim. Ecol.*, **49**: 667-685.
- Paine, R. T., 1988. Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development?, *Ecology*, **69**: 1648-1654.
- Pimm, S. L., 1982. Food webs. 219pp. Chapman and Hall, London.
- Pimm, S. L., 1987. Determining the effects of introduced species, *Trend. Ecol. Evol.*, **2**: 106-108.
- Pimm, S. L., 1991. The balance of nature?: ecological issues in the conservation of species and communities. 434pp. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pimm, S. L. and R. L. Kitching, 1987. The determinants of food chain lengths, *Oikos*, **50**: 302-307.
- Polis, G. A., 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory, *Am. Nat.*, **138**: 123-155.
- Polis, G. A. and S. D. Hurd, 1995. Extraordinarily high spider density on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**: 4382-4386.
- Polis, G. A. and S. D. Hurd, 1996a. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities, *Am. Nat.*, **147**: 396-423.
- Polis, G. A. and S. D. Hurd, 1996b. Allochthonous input across habitat, subsidized consumers, and apparent trophic cascades: examples from the ocean-land interface. Pg. 275-285. In G. A. Polis and K. O. Winemiller, eds. Food web: integration of patterns and dynamics. 472pp. Chapman & Hall, New York.
- Power, M. E., 1990. Effects of fish in river food webs, *Science*, **250**: 811-814.
- Power, M. E., 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy?, *Ecology*, **73**: 733-746.
- Price, P. W. and K. M. Clancy, 1986. Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack, *Ecology*, **67**: 1593-1600.
- Roughgarden, J., 1989. The structure and assembly of communities. Pg. 203-226. In Roughgarden, J., R. M. May, and S. A. Levin, eds. Perspectives in ecological theory. 394pp. Princeton University Press, Princeton.
- Schoener, T. W., 1986. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism?, *Am.*

- Zool.*, **26**: 81-106.
- Schoener, T. W., 1988. Leaf damage in island buttonwood, *Conocarpus erectus*: correlations with pubescence, island area, isolation and the distribution of major carnivores, *Oikos*, **53**: 253-266.
- Schoener, T. W., 1989. Food webs from the small to the large, *Ecology*, **70**: 1559-1589.
- Schoener, T. W., 1993. On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. Pg. 365-411. In Kawanabe, H., J. E. Cohen, and K. Iwasaki, eds. Mutualism and community organization: behavioural, theoretical, and food-web approaches, Oxford University Press, Oxford.
- Schoener, T. W. and C. A. Toft, 1983. Spider populations: extraordinarily high densities on islands without top predators, *Science*, **219**: 1353-1355.
- Schmitz, O. J., 1994. Resource edibility and trophic exploitation in an old-field food web, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **91**: 5364-5367.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman and K. M. O'Brien, 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions, *Ecology*, **78**: 1388-1399.
- Shelford, V. E., 1913. Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region. a study in animal ecology. (2nd ed). 368pp. University of Chicago Press, Chicago. (1937)
- Spiller, D. A. and T. W. Schoener, 1988. An experimental study of the effect of lizards on web-spider communities, *Ecol. Monogr.*, **58**: 57-77.
- Spiller, D. A. and T. W. Schoener, 1990. Lizards reduce food consumption by spiders: mechanisms and consequences, *Oecologia*, **83**: 150-161.
- Summerhayes, V. S. and C. S. Elton, 1923. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island, *J. Ecol.*, **11**: 214-286
- Tavares-Cromar, A. F. and D. D. Williams, 1996. The importance of temporal resolution in food web analysis: evidence from a detritus-based stream, *Ecol. Monogr.*, **66**: 91-113.
- Thompson, J. N., 1988. Variation in interspecific interactions, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **19**: 65-87.
- Towmey, A. C., 1945. The bird population of an elm-maple forest with special reference to aspeption, territorialism, and coactions, *Ecol. Monogr.*, **15**: 175-205
- Wise, D. H., 1993. Spiders in ecological webs. 328 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wootton, J. T., 1994. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis, *Ecology*, **75**: 151-165.